

VARIACION RELATIVA DE CARACTERES SOMATICOS Y GENITALES EN *GRAMMOSTOLA MOLLICOMA* (ARANEAE, THERAPHOSIDAE)

Fernando Pérez- Miles

Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable
División Zoología Experimental
Av. Italia 3318, Montevideo Uruguay

ABSTRACT

A quantitative analysis of somatic and genital characters on a sample of *Grammostola mollicoma* (Ausserer, 1875) showed higher intraspecific variation in genitalic than somatic characters, especially in females. Experimental copulation within a subsample confirmed that all were the same species. These results seems to be uncommon in spiders and may result from: i) female moulting after maturity ecdysis; ii) allometric growth of spermathecae; iii) multiple sexual selection by female choice (according to female size) and its effects on male genitalic evolution.

RESUMEN

Un análisis cuantitativo de caracteres somáticos y genitales realizado en una muestra de *Grammostola mollicoma* (Ausserer, 1875) mostró una variación intraespecífica mayor en caracteres genitales que en los somáticos, especialmente en hembras. Cópulas experimentales realizadas en una submuestra confirmaron la coespecificidad. Estos resultados parecen ser poco comunes en arañas y podrían deberse a: i) que las hembras continúan mudando despues de adultas; ii) crecimiento alométrico de las espermatecas; iii) selección sexual múltiple por elección de la hembra (condicionada por el tamaño de la hembra) y sus efectos sobre la evolución de la genitalia de los machos.

INTRODUCCION

El género *Grammostola* Simon 1892, incluye especies de gran tamaño y de distribución exclusivamente sudamericana. Este género ha sido utilizado repetidas veces para estudiar el valor de caracteres sistemáticos de Mygalomorphae (Bucherl 1951, 1957; Schiapelli y G. de Pikelin 1960, 1962a, b; G. de Pikelin y Schiapelli 1969).

En los últimos 40 años han predominado dos tendencias controvertidas en la utilización de caracteres considerados específicos en *Grammostola*: (i) el uso de caracteres morfométricos somáticos (Bucherl 1951) y (ii) el uso de caracteres morfológicos genitales (Schiapelli y G. de Pikelin 1960).

El argumento más utilizado en la literatura para dilucidar el valor específico de los caracteres en *Grammostola* ha sido su variabilidad. Sin embargo, los estudios de Bucherl (1951) y Schiapelli y G. de Pikelin (1960, 1962), se han realizado en individuos cuya coespecificidad es dudosa o en taxones de estabilidad discutida. Otros inconvenientes detectados en trabajos previos es que no presentan

resultados cuantitativos de variación ni vinculan sus resultados de caracteres genitales con las hipótesis clásicas de aislamiento reproductor.

La variación relativa de caracteres genitales y somáticos ha sido objeto de estudios recientes en Araneae (e.g., Vollrath 1980; Coyle 1985; Blasco-Feliu 1986) surgiendo interpretaciones explicativas novedosas (Eberhard 1983, 1985). Tales aportes dan elementos adicionales para la interpretación de la variación de caracteres en *Grammostola* que no han podido tenerse en cuenta en el pasado.

En este trabajo se estudia la variabilidad de dos grupos de caracteres (genitales y somáticos) en una muestra de *G. mollicoma* de Uruguay y Sur de Brasil. Diez cópulas experimentales en una submuestra confirmaron la coespecificidad y permitieron el estudio detallado de la variación de genitales de los individuos que copularon. Los objetivos de este estudio son: i) confirmar el status específico de la muestra; ii) analizar la variabilidad intraespecífica de caracteres genitales y somáticos en *G. mollicoma*; iii) analizar el grado de asociación entre caracteres mediante técnicas de agrupamiento y iv) agregar elementos para evaluar las hipótesis de selección sexual.

Los resultados de este estudio permitirán establecer una base más sólida y objetiva de discusión, con utilidad potencial en la sistemática de este género y en Theraphosidae.

MATERIAL Y METODOS

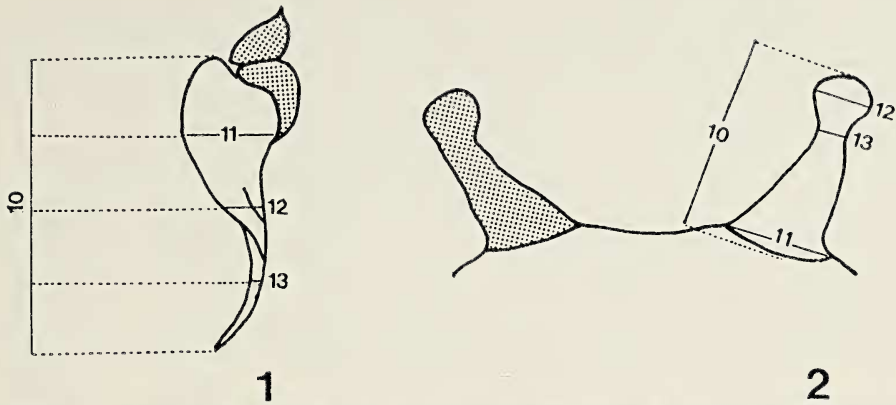
Cuarenta y dos individuos (24 machos y 18 hembras) de *G. mollicoma* (Ausserer, 1875), procedentes de Uruguay y Sur de Brasil (al sur del paralelo 28 S) fueron examinados y depositados en las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, de Instituto Butantan (IB) Sao Paulo. Los ejemplares fueron determinados por comparación con el material típico (holotipo macho y paratipo hembra, depositados en el British Museum of Natural History [BMNH], Londres).

Una submuestra de 4 machos y 5 hembras fueron utilizados en experiencias de comportamiento sexual. Las observaciones se realizaron en recipientes de vidrio de 39x16x20 cm, con una capa de arena en el fondo, registrando el relato por grabación magnetofónica. Durante las experiencias la temperatura del laboratorio varió entre 23 y 25°C.

Caracteres: Fueron registrados nueve caracteres somáticos: (1) longitud de pata I, (2) longitud de pata II, (3) longitud de pata III, (4) longitud de pata IV, (5) longitud de cefalotorax, (6) ancho máximo de cefalotorax; índices entre longitudes de: (7) pata I/pata IV, (8) cefalotorax/pata I, (9) cefalotorax/pata IV.

Los caracteres genitales registrados en machos (Fig. 1) fueron: (10) longitud del bulbo, (11) ancho del bulbo a $\frac{1}{4}$ de su longitud (comenzando desde su extremo basal), (12) ancho del bulbo a $\frac{1}{2}$ de su longitud, (13) ancho del bulbo a $\frac{3}{4}$ de su longitud (comenzando del extremo basal). Todos los anchos fueron tomados perpendicularmente a la longitud. Índices entre: (14) carácter 11/carácter 10, (15) carácter 12/carácter 10, (16) carácter 13/carácter 10.

Los caracteres genitales registrados en hembras (Fig. 2) fueron: (10) longitud de espermatecas, (11) ancho de la base de espermatecas, (12) ancho máximo del fundus, (13) cuello mínimo de espermatecas; índices entre: (14) carácter 11/carácter 10, (15) carácter 12/carácter 10, (16) carácter 13/carácter 10.



Figuras 1-2.—Bulbos y espermatecas de *G. mollicoma* mostrando las medidas tomadas, como se definen en el texto: 1, bulbo vista prolateral, con trama el esclerito I, en blanco escleritos I + II; 2, espermatecas (vista ventral), la trama indica el área glandular.

Las mediciones fueron realizadas con micrómetro ocular (apreciación 0.1 mm). Las patas fueron medidas arto por arto, por su parte media dorsal; tomándose en cuenta únicamente las partes esclerificadas. Otros caracteres fueron tomados de dibujos de todos los ejemplares, realizados con cámara clara y aumento fijo. Las medidas corresponden a bulbos y espermatecas izquierdos. En las espermatecas se tomó en cuenta particularmente el área glandular (De Carlo 1973), que fue dibujada (Fig. 2). Los términos de morfología de bulbo siguen a Kraus (1978, 1984).

Métodos estadísticos: Los estadísticos de los caracteres somáticos fueron estudiados por separado y luego comparados. Las medidas se compararon mediante test de *t* de Student para diferencia de medias, con restricciones para las varianzas (test de *F* de Snedecor). Los índices fueron comparados a partir del análisis de regresión entre los datos originales, mediante comparación de pendientes e interceptos de acuerdo a Phillips (1983). La variabilidad de caracteres fue comparada por el método de Lewontin (1966), y graficada en perfiles de variabilidad según Sokal y Braumann (1980).

Los caracteres no homologables (somáticos con genitales y genitales entre sexos) fueron comparados todos contra todos por el test de Lewontin (1966).

Se realizaron análisis de agrupamiento para caracteres, por separado para machos y hembras. Los fenogramas fueron elaborados a partir de una matriz de correlación múltiple entre caracteres (estandarizados por transformación logarítmica neperiana) y utilizando ligamiento promedio (UPGMA). Se tomaron los caracteres como OTUs (técnica R), lo que permite agrupar caracteres jerárquicamente sobre la base de su correlación, e inferir la información que brindan. Estos procedimientos siguen en líneas generales a Sneath y Sokal (1973) y Crisci y Armengol (1983). El programa de cómputos multivariantes utilizado fue el paquete PRESTA, desarrollado en el Centro Ramón y Cajal, España.

CARACTERES SOMATICOS

Las medidas (caracteres 1 a 6) presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre machos y hembras (Tabla 1).

Tabla 1.—Estadísticos de los caracteres somáticos y genitales en *Grammostola mollicoma*: Car. = número de carácter; \bar{X} = promedio; *DT* = desvío típico; *CV* = coeficiente de variabilidad; *t* = valor de *t* de Student calculado (a = para interceptos; b = para pendientes).

Car.	Machos (<i>N</i> = 24)			Hembras (<i>N</i> = 18)			<i>t</i>	<i>P</i>
	\bar{X}	<i>DT</i>	<i>CV</i>	\bar{X}	<i>DT</i>	<i>CV</i>		
1	62.59	4.76	7.61	57.16	5.76	10.06	3.25	<0.01
2	60.78	3.75	6.18	53.04	5.29	9.98	4.03	<0.01
3	57.10	4.64	8.13	50.68	4.86	9.60	4.32	<0.01
4	68.96	5.34	7.75	62.02	5.89	9.50	3.93	<0.01
5	19.67	1.71	8.71	22.37	2.66	11.88	3.76	<0.01
6	18.14	1.76	9.72	20.17	2.47	12.24	2.97	<0.01
7	0.91	0.05	5.02	0.92	0.02	2.65	14.89 ^a	<0.001
							14.51 ^b	<0.001
8	0.31	0.01	4.25	0.39	0.01	3.62	4.65 ^a	<0.001
							0.19 ^b	0.90-0.80
9	0.29	0.02	7.82	0.36	0.02	5.12	5.14 ^a	<0.001
							1.12 ^b	0.30-0.20
10	5.20	0.11	10.42	1.38	0.28	20.11		
11	1.52	0.14	9.38	0.80	0.25	31.02		
12	0.85	0.11	13.37	0.46	0.11	24.58		
13	0.23	0.04	17.08	0.27	0.39	14.52		
14	0.29	0.02	7.82	0.60	0.13	21.71		
15	0.17	0.01	13.79	0.34	0.07	20.16		
16	0.05	0.01	15.65	0.20	0.04	18.18		

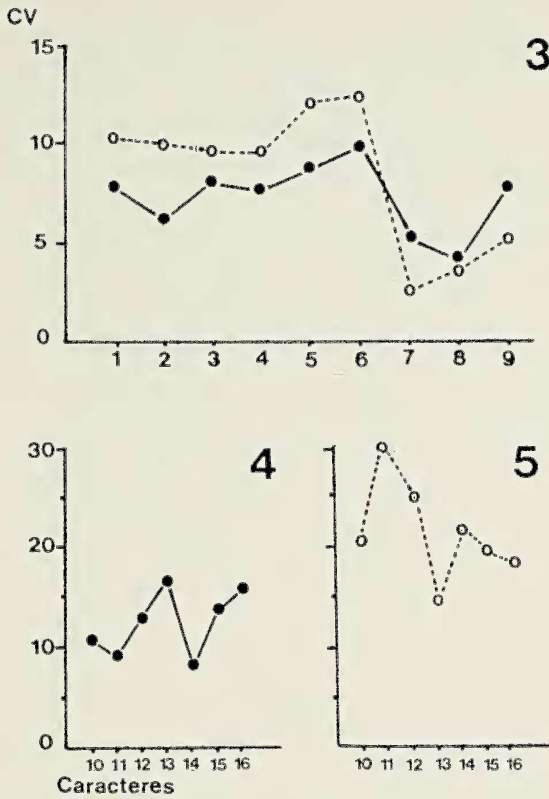
Los análisis de regresión entre los datos originales utilizados para los índices rechazaron la hipótesis nula $b = 0$ ($p < 0.05$). Los índices (caracteres 7 a 9) mostraron diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras en la comparación de interceptos ($p < 0.001$). La comparación de pendientes (Tabla 1) evidenció diferencias significativas entre sexos en el carácter 7 ($p < 0.001$) pero no en los caracteres 8 y 9 ($p > 0.20$).

Los caracteres 1 a 6 presentaron mayores CVs en las hembras que en los machos (Fig. 3, Tabla 1). Los caracteres 7 a 9 (índices) presentaron CVs menores en las hembras que en los machos (Fig. 3, Tabla 1). Al comparar la variabilidad de caracteres somáticos entre sexos, usando el test de Lewontin (1966), las diferencias no resultaron ser estadísticamente significativas ($p > 0.05$).

CARACTERES GENITALES

1. Espermatecas.—Las espermatecas de todas las hembras de *G. mollicoma* estudiadas comparten un mismo patrón morfológico: presentan un ápice (fundus) globuloso a subglobuloso y un conducto más o menos curvado, que se ensancha gradualmente en sentido basal. Dentro de este patrón morfológico se observó un amplio rango de variación continua intraespecífica (Fig. 6). Dicha variación fue evidenciada por los altos CVs de los caracteres 10 a 16 (Tabla 1, Fig. 5).

2. Bulbos.—Los bulbos de los individuos de *G. mollicoma* presentaron un mismo patrón morfológico pero con ciertas variaciones (Fig. 7). La región proximal (esclerito I) es fusiforme y espiralada; la región distal (escleritos II + III) presenta forma subcónica, terminada en un estilo largo y fino (Fig. 1). El surco de la "zona frágil" ("weak zone" de Kraus 1978) es aproximadamente



Figuras 3-5.—Perfiles de variabilidad (*sensu*: Sokal y Braumann 1980) de los caracteres estudiados: 3, caracteres somáticos (● machos, ○ hembras); 4, caracteres genitales de machos; 5, caracteres genitales de hembras.

perpendicular al eje mayor del bulbo. La región basal del estilo presenta una aleta conspicua.

3. Comparación de bulbos y espermatecas.—La variación de caracteres genitales de machos y hembras fue comparada (todos contra todos) utilizando el método de Lewontin (1966). De 49 comparaciones realizadas, 31 demostraron

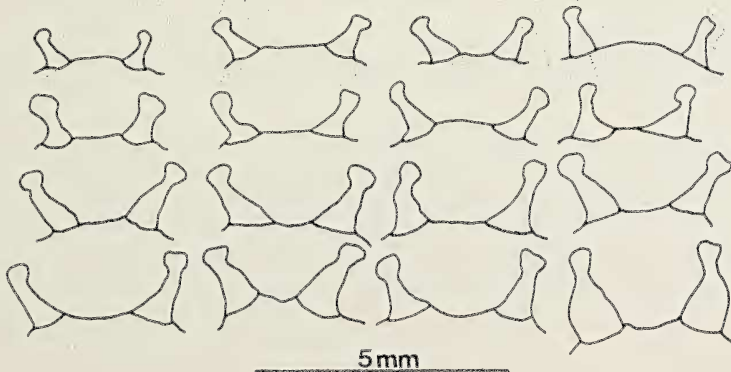
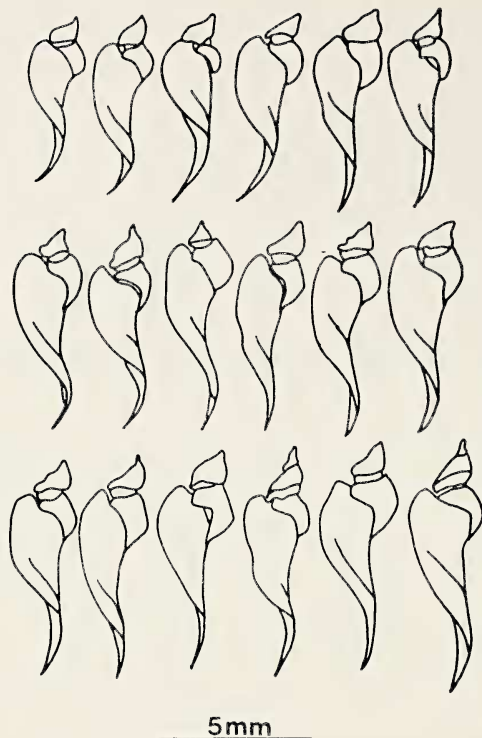


Figura 6.—Espermatecas de hembras de la muestra de *G. mollicoma* estudiada, vista ventral.

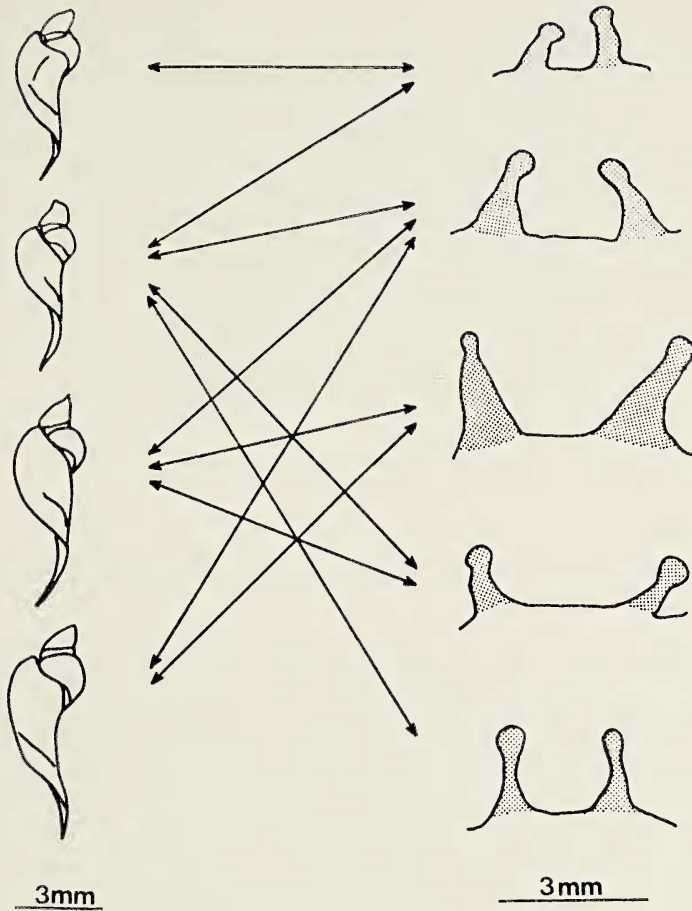


7

Figura 7.—Bulbos izquierdos de machos de la muestra de *G. mollicoma* estudiada, vista prolateral.

una variabilidad significativamente mayor ($p < 0.05$) en los caracteres genitales de hembras que de machos y 18 no demostraron diferencias significativas ($p > 0.05$). Las comparaciones que no demostraron diferencias significativas de variabilidad fueron: carácter 10 de hembras con 12, 13, 15 y 16 de machos; 13 de hembras con 10, 12, 13, 15 y 16 de machos; 14 de hembras con 13 de machos; 15 de hembras con 12, 13, 15 y 16 de machos; 16 de hembras con 12, 13, 15 y 16 de machos. Coincidentemente estas comparaciones implican a los caracteres genitales más variables en los machos (12, 13, 15, 16) y menos variables en las hembras (10, 13, 14, 15 y 16) (Figs. 4 y 5).

4. Estudio experimental.—Se obtuvieron 10 cópulas experimentales entre 4 machos y 5 hembras de *G. mollicoma* (Fig. 8). Las uniones de individuos mediante cópulas sustentó con mayor grado de certeza su coespecificidad (aunque no pudo determinarse si ocurrió inseminación y fecundación). El estudio detallado de las espermatecas de las hembras que copularon permitió confirmar la extrema variabilidad observada en el material muerto. Estas experiencias sugieren que tales variaciones no corresponden a diferencias interespecíficas, ya que son observables aún entre hembras que copularon con el mismo macho. Los bulbos de los machos que copularon presentaron una variabilidad similar a lo observado en el material muerto.



8

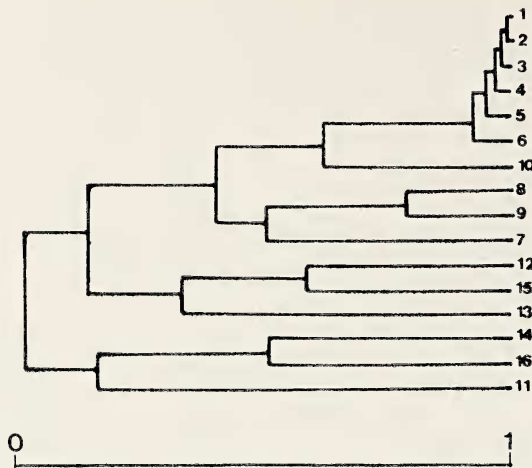
Figura 8.—Esquema de morfología de bulbos y espermatecas de una submuestra de *G. mollicoma*. Las flechas unen los individuos que copularon entre sí. La trama indica el área glandular.

COMPARACION DE CARACTERES SOMATICOS Y GENITALES

1. **Comparación de variaciones.**—La variación de todos los caracteres genitales fue comparada con la variación de todos los caracteres somáticos en hembras y machos.

En hembras; de 63 comparaciones realizadas, 57 demostraron una variabilidad significativamente mayor ($p < 0.05$) en caracteres genitales que en los caracteres somáticos y 6 comparaciones no demostraron diferencias significativas ($p > 0.05$). No demostraron diferencias significativas las comparaciones del carácter genital 13 (cuello mínimo de espermateca) con los caracteres somáticos 1 a 6. Coincidentemente, el carácter 13 presentó el menor valor de CV dentro de los caracteres genitales de las hembras (Fig. 5, Tabla 1).

En los machos; de 63 comparaciones realizadas, 41 demostraron una variabilidad significativamente mayor ($p < 0.05$) de los caracteres genitales que los somáticos y 22 comparaciones no demostraron diferencias significativas de variabilidad. No demostraron diferencias significativas las comparaciones de los



9

Figura 9.—Fenograma de caracteres en hembras de *G. mollicoma*, técnica R, 16 caracteres, $n = 17$, coeficiente de correlación, UPGMA.

caracteres: 10 con 1 a 6 y 9; 11 con 1 a 6 y 9; 14 con 1 a 6 y 9; 15 con 6. Estas comparaciones incluyen a los caracteres genitales con menores CVs (10,11,15) y a los caracteres somáticos con mayores CVs (1 a 6 y 9) (Figs. 3 y 4, Tabla 1).

2. Analisis de Agrupamiento (AAG).—En las hembras (Fig. 9) todas las medidas somáticas se encuentran altamente correlacionadas ($r > 0.924$) y a un nivel menor ($r = 0.672$) con el carácter genital 10 (longitud de espermatecas). A este grupo se incorpora el formado por el núcleo 8-9 ($r = 0.794$) más el carácter 7 ($r = 0.506$), índices somáticos que se unen con las medidas a nivel $r = 0.394$.

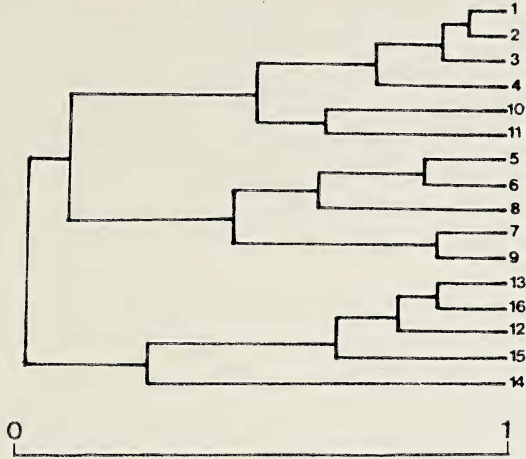
Se reconocen dos grupos más, formados por caracteres genitales y sus índices; el de los caracteres 12, 15, 13 que se une al cluster anterior a nivel $r = 0.156$ y el grupo de los caracteres 11, 14, 16 que se incorpora a nivel $r = 0.011$. Las correlaciones del carácter 10 con las medidas del cuerpo resultaron significativas al test Spearman ($p < 0.05$).

En los machos (Fig. 10) las medidas de patas (1-4) se unen a un nivel de correlación alto ($r > 0.729$). Este grupo se une a nivel $r = 0.490$ con el núcleo previo entre los caracteres genitales 10 y 11 ($r = 0.829$) que corresponden al largo y ancho basal del bulbo. Las correlaciones del carácter 10 con los caracteres 1, 5 y 6 (medidas) resultaron significativas al test Spearman ($p < 0.05$). Los caracteres 5 y 6 (largo y ancho de cefalotorax) se unen a un nivel alto de correlación ($r = 0.837$). Dicho núcleo se une a niveles más bajos con el carácter 8 ($r = 0.860$) y a nivel $r = 0.445$ con el núcleo 7-9 previamente unido ($r = 0.860$). Este grupo (caracteres 5-9) se une con el anterior a nivel $r = 0.104$.

Se reconoce un tercer grupo de caracteres (13, 16, 12, 15, 14) unido al cluster anterior a nivel $r = 0.019$.

DISCUSION

La uniformidad relativa de los caracteres genitales en algunas especies de arañas ha sido señalada en las revisiones sistemáticas de Blasco-Feliu (1986),



10

Figura 10.-Fenograma de caracteres en machos de *G. mollicoma*, técnica R, 16 caracteres, $n = 24$, coeficiente de correlación, UPGMA.

Coyle (1968, 1971, 1974, 1985), G. de Pikelin y Schiapelli (1969), Schiapelli y G. de Pikelin (1962) y Vollrath (1980). Tales hechos han tenido consecuencias sobre la utilidad sistemática de los caracteres genitales como específicos de especie. Datos semejantes han sido utilizados para la reinterpretación de las hipótesis de selección sexual (Eberhard 1985). Particularmente en *Grammostola*, la variabilidad relativa de los caracteres genitales ha sido causa de controversia (Schiapelli y G. de Pikelin 1962a, b; G. de Pikelin y Schiapelli 1969; Bucherl 1951; Lucas y Bucherl 1965).

A diferencia de lo señalado por Schiapelli y G. de Pikelin (1962a, b) en *G. mollicoma* los caracteres genitales presentaron CVs mayores o iguales a los de los caracteres somáticos, particularmente en las hembras. Las hembras de *G. mollicoma* continúan mudando y creciendo después de la muda de maduración y es posible explicar la mayor variación de las dimensiones genitales de las hembras por mecanismos de crecimiento alométrico de las espermatecas. Datos tomados de seis mudas consecutivas de un individuo adulto de *Grammostola* sp. (Schiapelli y Gerschman 1962) indican un mayor crecimiento relativo de las espermatecas en relación al cefalotorax y patas I y IV. El crecimiento total de los caracteres somáticos en esas seis mudas fue: cefalotorax 27.08%, pata I 19.01%, pata IV 31.75%; mientras que los caracteres genitales (tomados de los dibujos de dichas autoras) se incrementaron así: 10: 40.69%, 11:66.57%, 12:24.89%, 13:19.88%. Al igual que en los resultados de la muestra estudiada, durante el crecimiento el carácter 13 (cuello mínimo de la espermateca) es el menos variable dentro de los genitales. La variación de los caracteres genitales en los machos es también mayor o igual a la de los somáticos. La variación de caracteres genitales fue mayor en las hembras que en los machos, lo que está de acuerdo con el estudio experimental. La variación de caracteres en machos probablemente esté determinada evolutivamente por la variación de genitalia en las hembras. No obstante no hay evidencia a favor de un mecanismo de aislamiento reproductor tipo llave-cerradura, dada la relativa simplicidad de estructuras. Los resultados podrían explicarse por las hipótesis de selección sexual por elección de la hembra,

como ha sido postulado por Eberhard (1983, 1985). Las cópulas observadas sugieren que un macho es capaz de copular con hembras que presentan espermatecas de morfología variable, lo que podría contraponerse a la hipótesis de selección sexual por elección de la hembra. No obstante, no hay pruebas definitivas sobre el éxito de tales cópulas (no se determinó si ocurrió inseminación y fertilización) por lo que la hipótesis de elección de la hembra mantiene su validez para explicar los resultados. Por otra parte, no puede descartarse una disminución en la selectividad de las hembras debido a las condiciones experimentales.

La selección sexual por elección de la hembra estaría condicionada en *G. mollicoma* por el tamaño de la hembra y de las espermatecas (correlacionados en el AAg). Para cada tamaño de hembra existiría un tamaño de bulbo a ser seleccionado, correspondiente a la óptima estimulación. Machos con bulbos pequeños pueden copular exitosamente con hembras pequeñas; estas hembras tienen una abundancia esperada mayor que las más grandes, de mayor edad. Machos con bulbos mayores pueden copular exitosamente con hembras más grandes, de abundancia esperada menor pero con mayor producción de huevos (Petersen 1950; Kessler 1973; Wise 1975, 1979: in Jocque 1983). Machos y hembras de tamaño intermedio tendrían posibilidades de encuentro y descendencia intermedias. De este modo las posibilidades de descendencia entre machos con bulbos de diferentes tamaños serían semejantes. La menor variación de caracteres genitales en los machos no contradice la hipótesis de elección de la hembra (Eberhard 1985:143). Esta diferencia de variación podría deberse también a la ausencia de mudas posteriores a la maduración en los machos.

Las proporciones corporales indudablemente tienen un papel importante en el éxito de la cópula dado el sistema de sujeción de la hembra por las apófisis tibiales del macho (e.g., Bucherl 1951). Machos pequeños no pueden sujetar y elevar hembras grandes sin adoptar posiciones riesgosas y machos grandes tienen dificultad para sujetar y elevar hembras pequeñas sin hacerles perder el equilibrio (Costa y Pérez-Miles en prep.). Estos hechos sugieren una primera selección por tamaño que actuaría en fases tempranas del cortejo y precópula. La correlación encontrada entre algunos caracteres del bulbo y somáticos indicaría una posible selección indirecta del tamaño del bulbo a través del tamaño del macho, relativa al tamaño de la hembra. En las hembras se encontró que los caracteres somáticos covarían más entre sí que con los genitales. Probablemente esto obedezca al crecimiento alométrico de las espermatecas. Otras correlaciones encontradas entre índices y algunas medidas podrían ser efectos laterales introducidos por los índices, como lo señala Atchley et al. (1976).

AGRADECIMIENTOS

A P. D. Hillyard (BMNH) y S. Lucas (IB) por el préstamo de material utilizado en este estudio. Al Cr. Emilio Conforte (PLUNA) por su gestión para la obtención del material de estudio. A A. Bentos-Pereira por su colaboración en los dibujos. A R. M. Capocasale, F. G. Costa y E. Gudynas por sus valiosos comentarios y sugerencias. A W. E. Eberhard y J. Coddington por la revisión crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Atchley, W. R., Gaskins, C. T. y D. Anderson. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Syst. Zool.*, 25:137-148.
- Ausserer, A. 1875. Zwitter Beitrag zur Kenntnis Arachniden-Familie der territelariae Thorell (Mygalidae autor). *Verhandl. K.K. Zool. Gesell. Wien*, 21:177-224.
- Blasco Feliu, A. 1986. Les spermatheques des *Nemesia* (Araneae, Ctenizidae); valeur taxonomique de ce caractere. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, (4e ser.), 8:343-350.
- Bucherl, W. 1951. Estudos sobre a biologia e a sistemática do genero *Grammostola* Simon, 1892. *Monog. Inst. Butantan*, 1:1-126.
- Bucherl, W. 1957. Sobre a importancia dos bulbos copuladores e das apofisis tibiais dos machos na sistemática das aranhas carangejeiras (Orthognatha). *An. Acad. Brasil. Ci.*, 29:337-416.
- Coyle, F. A. 1968. The mygalomorph spider genus *Atypoides* (Araneae: Antrodiaetidae). *Psyche*, 75:157-194.
- Coyle, F. A. 1971. Systematics and natural history of the mygalomorph spider genus *Antrodiaetus* and related genera (Araneae: Antrodiaetidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 141:269-402.
- Coyle, F. A. 1974. Systematics of the trapdoor spider genus *Aliatypus* (Araneae: Antrodiaetidae). *Psyche*, 81:431-500.
- Coyle, F. A. 1985. Two year life cycle and low palpal character variance in a great smoky mountain population of the lamp-shade spider (Araneae, Hypochilidae, *Hypochilus*). *J. Arachnol.*, 13:211-218.
- Crisci, J. V. y M. F. López Armengol. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica. OEA, Monografías, Ser. Biol. 26, 128 pp., Washington.
- De Carlo, J. M. 1973. Anatomía microscópica de las espermatecas de los géneros *Grammostola* y *Acanthoscurria* (Araneae, Theraphosidae). *Physis*, Secc. C, 32:343-350.
- Eberhard, W. G. 1983. Why are genitalia usually useful species characters? Pp. 53-59, *Proc. IX Int. Arachnol. Congress Abstracts*, Panama. Smithsonian Inst. Press.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gerschman de Pikelin, B. S. y R. D. Schiapelli. 1969. Discusión de los caracteres válidos en la sistemática de las arañas Therasomorphae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, ser. 2, 41 (supp. 1):150-154.
- Jocque, R. 1983. A mechanism explaining sexual size dimorphism in spiders. *Biol. Jb. Dodonaea*, 51:104-115.
- Kessler, A. 1973. A comparative study of the production of eggs in eight *Pardosa* species in the field (Araneida, Lycosidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 116:23-41.
- Kraus, O. 1978. *Liphistius* and the evolution of spider genitalia. *Symp. zool. Soc. London*, 42:235-254.
- Kraus, O. 1984. Male spider genitalia: evolutionary changes in structure and function. *Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, 27:373-382.
- Lewontin, R. C. 1966. On the measurement of relative variability. *Syst. Zool.*, 15:141-142.
- Lucas, S. y W. Bucherl. 1965. Importancia dos orgaos sexuais na sistemática de aranhas. *Mem. Inst. Butantan*, 32:89-94.
- Petersen, B. 1950. The relation between size of mother and number of eggs and young in some spiders and its significance for the evolution of size. *Experientia*, 6:96-98.
- Phillips, R. B. 1983. Shape characters in numerical taxonomy and problems with ratios. *Taxon*, 32:535-544.
- Schiapelli, R. D. y B. S. Gerschman de Pikelin. 1960. Las especies del género *Grammostola* Simon 1892, en la República Argentina (Araneae, Theraphosidae). *Actas Trab. I. Congr. Sudam., Zool.*, La Plata, 3:199-208.
- Schiapelli, R. D. y B. S. Gerschman de Pikelin. 1962a. Estudio de seis mudas de un ejemplar hembra del género *Grammostola* Simon, 1892 (Araneae, Theraphosidae). *Physis*, 23:17-19.
- Schiapelli, R. D. y B. S. Gerschman de Pikelin. 1962b. Importancia de las espermatecas en la sistemática de las arañas del suborden Mygalomorphae (Araneae). *Physis*, 23:69-75.
- Simon, E. 1891. Etudes arachnologiques 23e. memoire XXXVIII. Descriptions d'espèces et de genres nouveaux de la famille des Aviculariidae. *Ann. Soc. Ent. France*, 60:300-312.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. Freeman, San Francisco.

- Sokal, R. R. y C. A. Braumann. 1980. Significance test for coefficients of variation and variability profiles. *Syst. Zool.*, 29:50-66.
- Vollrath, F. 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Z. Tierpsychol.*, 53:61-78.

Manuscript received February 1988, revised December 1988.